昆虫的母代效应

刘柱东[1]，李典谟[1*]，葛绍奎[1]，齐 晔[2**]
（1. 中国科学院动物研究所，农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100080；2. 加利福尼亚大学伯克利分校，美国）

摘要：母代效应，由于其特殊的作用方式，引起了许多进化生态学家的极大兴趣。近年来，随着研究的不断深入，特别是数量遗传学的引入，使该领域的研究取得了令人瞩目的成绩。该文就这几十年来对母代效应研究进行综述，论述昆虫生活史中的母代效应及其适应意义，阐明以下几个问题：（1）母代效应影响昆虫哪些特征；（2）环境因素对母代效应的影响；（3）母代对环境刺激的敏感期；（4）子代受母代效应调控的敏感期；（5）母代效应调控子代生长发育的生化机制；（6）种群内和种群间母代效应的基因差异。

关键词：母代效应；昆虫生活史；适应意义
中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2003）01-0108-06

Maternal effects in insects

LIU Zhu-Dong[1]，LI Dian-Mo[1*]，GE Shao-Kui[1]，QI Ye[2**] （1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents，Institute of Zoology，Chinese Academy of Sciences，Beijing 100080，China；2. University of California，Berkeley，CA94720-1005，USA）

Abstract：Maternal effects in insects have been the subject of considerable interest among evolutionary ecologists for a long time. In recent years，intensive research，especially with the introduction of quantitative genetics，has allowed considerable progress in this field. In this review，we survey the growing literature on maternal effects with emphasis on the following aspects. 1. Dependence of certain characters，such as diapause，polymorphisms，polyphenisms and offspring quality on maternal effects. 2. Inducement of maternal effects by environmental factors，particularly photoperiod and temperature. 3. Sensitive stages in the maternal generation to the inducing factors，with adults being the most sensitive in many species. 4. Developmental stages in offspring controlled by maternal effects，the egg stage in most cases. 5. The possible biochemical mechanisms involved in maternal control of offspring development. 6. Genetic variation of maternal effects within and among populations. We also briefly discuss the adaptive significance of maternal effects and their relation to evolution of insect life history.

Key words：maternal effect；life history；adaptive significances

Mousseau 和 Fox（1998）认为母代效应（maternal effect）是母代所经历的环境（光照、温度和营养）或所采取的行为（寄主选择、性选择、产卵行为和亲代照料等）对子代表现型（phenotype）差异的影响，它是母代对子代的非遗传效应。在一段时间内，母代效应曾被认为是母代留给子代的一个麻烦（Falconer，1989）。近年来，对这种代间转移的表现型可塑性（transgenerational phenotypic plasticity）的缜密研究，特别是数量遗传学引入生活史、行为和发育的研究，表明子代个体表现型不只是基因型与环境相互作用的结果，亲代的经历对子代的表现型影响也很大（Beek，1980；Riska *et al*.，1985；Riska，1989）。许多证据表明母代效应是自然选择的结果，是表现型对环境异质性适应的反应机制。对昆虫母代效应的研究，有助于更全面理解昆虫生活史的进化方式，并可为昆虫种群的有效管理提供理论基础。

基金项目：国家自然科学基金项目（30070128）；国家重点基础研究发展规划项目（2000016210）；中国科学院创新方向项目（KSCX2-1-02）
作者简介：刘柱东，男，1976 年 12 月生，在读博士研究生，研究方向为昆虫生理生态，E-mail：liuzd@panda.ioz.ac.cn
* 通讯作者 Author for correspondence
** 齐晔教授来华工作受中国科学院人事局高级访问学者计划资助
收稿日期 Received：2001-11-21；接受日期 Accepted：2002-11-10

1 母代效应在生物界的普遍性

母代效应在自然种群的进化过程中起着重要作用（Riska，1990；Mousseau and Dingle，1991a），不同生物的母代效应表现不一样。在哺乳动物中，表现为个体大、产乳多的母体，其子代个体也大（Falconer，1989）。无脊椎动物，如海龟，可以通过在不同温度下产卵来控制单性性别（Bull *et al*.，1982）。节肢动物甲壳纲中的水蚤 *Daphnia*，母代所处的食物环境显著影响子代：当母代食物水平下降，母代由产无性子代转变为产休眠卵（LaMontagne and McCauley，2001）；母代取食高质量寄主产的卵块较大，卵较小，子代幼虫不耐饥饿，母代取食低质量寄主所产的卵块较小，卵较大，其后代幼虫耐饥饿（Gliwicz and Guisunde，1992）。在昆虫中，卵的大小对后代适应度的影响很大（Rossiter，1991）。豆象 *Stator limbatus* 幼虫取食低质量寄主植物时，来自较大卵的幼虫存活率明显高于从较小卵中孵化的幼虫的存活率（Fox and Mousseau，1996）。在植物中，母代效应直接控制种子的大小、休眠和萌发。如一种植物 *Nemophila menziesh* 的母体是否处于竞争环境，显著影响其种子特征，缺乏竞争的母体与处于竞争地位的母体相比，其种子重量增加、萌发时间显著缩短，休眠率显著降低（Platenkamp and Shaw，1993）。

2 昆虫生活史中的母代效应

2.1 母代效应对滞育的影响

滞育是某些昆虫生活史中不可缺少的组成部分，昆虫在滞育期能忍受更加严酷的环境条件，通过滞育使其生活周期与物候同步。一般而言，滞育发生前当代的某个虫态对环境刺激最为敏感（Danks，1987），滞育是个体基因型、行为和生理相互作用的结果（Dingle and Hegmann，1982；Henrich and Denlinger，1982；Mousseau and Roff，1989）。某些昆虫是专性滞育者（Glinyanaya，1975；Vinogradova，1975），大多数需要环境刺激（通常为光照，有时为温度和寄主）来诱导或避免滞育（Schneiderman and Horwitg，1958；Tauber *et al*.，1986；Danks，1987），是遗传的，不属母代效应之列。但是，有些昆虫的滞育受其母代所经历的环境条件的显著影响，某些种类滞育甚至完全决定于其母代（Glinyanaya，1975；Kimura and Masaki，1977）。在这种情况下，母代成虫期是对环境刺激的敏感虫态，滞育往往发生在子代的卵期（Mousseau and Dingle，1991a）。

光周期是滞育诱导的最重要的环境刺激。在自然条件下长日照型昆虫占绝大多数，母代效应控制卵滞育占重要地位。秋季，雌成虫经历了短日照，预示着冬季来临，于是产滞育卵越冬（Mousseau and Dingle，1991a）。

母代所经历的温度条件对子代滞育也有重要的的影响（Cullen and Browning，1978；Saunder，1987）。例如广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens*，母代经历短光照，产生高比率的滞育幼虫，若将雌蜂饲养在较高温度时，其子代幼虫滞育率就下降（Zaslavsky and Umarora，1982）。Beach（1978）在比较伊蚊 *Aedes atropalpus* 两地理种群时，发现北部种群（45°N）母代经历的温度对子代滞育几乎不起作用，而其南方种群（14°N），母代所经历的温度完全掩盖光照对子代滞育的影响。温度与光照的联合作用是因为温度对发育影响的结果。伊蚊南方种群母代在4龄期幼虫和蛹期经历9天以上的短光照，成虫便产滞育卵。高温加快发育，使其对短光照敏感期短于9天，从而避免滞育。北方种群对短光照的敏感期只需4天，成虫产的卵便进入滞育，需要足够高的温度才能阻止其卵进入滞育。

在一些种类中，母代所经历的光照和温度也影响当代的形态发育（morphological development），与子代滞育紧密相关。例如旋古毒蛾 *Orgyia thyellina*，在长光照下发育成长翅型母代，大多产非滞育卵；短光照下的母代发育成短翅型，产滞育卵（Kimura and Masaki，1977）。在褐蝗 *Locusta pardalina* 中，卵滞育与母代的生物型相关，较小、黑色的群居型雌蝗所产的卵中滞育卵占42%；大的、颜色浅的散居型雌蝗产100%的滞育卵（Matthee，1951）。

此外，母代效应还影响滞育的深度。在红头丽蝇 *Calliphora vicina* 中，母代所经历的光周期影响子代滞育率和滞育历期（Vinogradova，1974）。短光照下饲养的雌蝇导致子代幼虫滞育，需3个多月的低温冷藏才能使其打破滞育；而长光照下雌蝇的后代很少有幼虫滞育，即使进入滞育也仅需2个月的冷藏就能打破滞育。

在许多昆虫中，母代成虫年龄影响子代滞育。一般情况下，随着母代成虫年龄的增长所产子代滞育率增加（Matthee，1951；Saunder，1962，1966b，

1987；Glinyanaya，1975）。例如将人工选择产非滞育后代的麻蝇 *Sarcophaga bullata* 母代置于短光照下，在第10天和第26天所产子代中，蛹滞育率从0上升到24.5%；长日照型雌蝇在第1天到第26天所产子代中，蛹滞育率分别为37.4%和70%（Bonnemaison，1976）。母代成虫年龄与外部因子（生物和非生物因子）相互作用影响母代成虫的生理和发育，从而影响子代滞育。如一种小蜂 *Mormoniella vitripennis*，通过剥夺母代寄主植物5天，子代幼虫滞育率从对照组的0变为97%（Saunder，1966a）。在伊蚊 *A. atropalpus* 中，饥饿也能产生同样的效果，母代在4龄幼虫期被剥夺食物则子代滞育率增加（Beach，1978）。

滞育率和滞育强弱存在着地理差异（Saunder，1982；Danks，1987）。目前，有关母代效应对滞育影响的地理差异研究不多，已有的研究表明，母代对环境刺激的敏感性在不同地理种群中有差异。例如在一种啮虫目昆虫 *Peripsocus quadrifasciatus* 的15个地理种群中，诱导胚胎滞育所需的临界光周期随种群所在的纬度而变，每增加1个纬度延长15 min（Eertmoed，1978）。伊蚊 *A. atropalpus* 母代所经历的环境条件对胚胎滞育的影响也表现出地理差异，其北方种群诱导滞育所需的临界光周期为L:D=15:9（41°N），南方种群为L:D=12:12（14°S），而中部地区种群为L:D=13:11（Beach，1978）。

2.2 母代效应与多型性和多表性

多型性（polymorphism）是指个体间基因型的差异导致表现型的差异，而多表性（polyphenism）是指在同一基因型的基础上由外界因素诱导的表现型差异（Hardie and Lees，1985a）。蚜虫是多型性和多表性研究的典型材料，其生活周期分成两种类型（全周期型和不全周期型），由一套复杂的信号控制。大多数全周期型蚜虫在长光照下营孤雌胎生，在短光照作用下，产生卵生雌蚜和雄蚜。当孤雌胎生蚜一出生便拥挤时，它将产生有翅后代；否则，产生无翅后代（Blackman，1975）。关于蚜虫的多表性，在甜菜蚜 *Aphis fabae*、巢菜修尾蚜 *Megoura viciae* 和桃蚜 *Myzus persicae* 中进行过研究（Blackman，1975；Hardie，1987a，1987b；Hardie and Lees，1985b；Lees，1966，1984，1986），其孤雌胎生蚜在短光照作用下，通过母代效应影响内分泌调控，产生卵生雌蚜和雄蚜。其子代性别比率远偏离于1:1，且不同种蚜虫各有其特定雄性出生顺序（Lees，1966）。此外，蚜虫重叠的生活史能使母代效应在多代内转移。如桃蚜 *M. persicae* 光周期效应能影响三代。又如豌豆蚜 *Acyrthosiphon pium*，发育成熟后第2天产的若蚜，即使一出生便拥挤，它们的后代（第3代）也是无翅蚜；而成熟三天后产的若蚜，其第3代也多为有翅蚜（Mackay and Wellington，1977）。

母代效应对子代的生活型的影响不只局限于蚜虫。四纹豆象 *Callosobrachus maculatus* 有两种生活型：活跃型和静止型，雌成虫生命后期产的卵比前期产的卵更多地发育成活跃型（Sano-Fujii，1979）。又如无膜翅红蝽 *Pyrrhocoris apterus*，在长日照下大翅型雌虫的后代有90%为大翅类型；在短光照下大翅型雌虫的后代，如果在长日照下生长，就发育为大翅型；如果在短日照下，则发育成短翅型（Honek，1980）。

2.3 母代效应对子代质量和发育历期的影响

寄主质量和食物的营养影响子代质量。如舞毒蛾 *Lymantria dispar*，寄主种类和食物中石炭酸的含量影响子代蛹重、扩散期和发育时间（Mousseau and Dingle，1991a）。

母代成虫年龄与其它因素相互作用影响子代质量（Parson，1964）。例如，一种甲虫 *Zophobas atratus*，其子代出生顺序对幼虫生长发育有明显影响：后出生的生长慢，化的蛹小。在高密度下，幼虫密度影响这种效应，早出生的生长快，形成的蛹比较小，但从这些蛹羽化的雌虫产卵多，孵化率高、寿命长（Mousseau and Dingle，1991a）。

母代行为影响子代质量。母代的性选择，通过对雄性某些第二性征的偏好来提高子代的适合度（Boggs，1990）。寄主选择能影响子代的生长和存活（Diehl and Bush，1989；Fox and Mousseau，1996；Messina，1998）。豆象 *Stator limbatus* 能根据寄主的大小调节所产卵块的大小，喜好在较大种子上产卵，且能主动避免在寄主上产过多的卵（Fox and Mousseau，1995）。豆象的这些产卵行为为子代准备了较为充足的资源，提高子代的生活质量。

母代对后代质量的影响可能通过卵的大小起作用。卵既是母代的延续，又是子代的开始，处于重要的位置。如母代豆象 *S. limbatus* 取食低质量的寄主植物时，产卵大小有明显差异，从较大卵中孵化出的幼虫存活率显著高于从较小卵中孵化出的幼虫（Fox and Mousseau，1996）。

母代对子代发育历期的调节具有重要意义。幼虫历期的长短对种群生长参数有重要影响，它决定繁殖开始的时间，影响体重大小，从而影响生殖

力。此外，它对滞育与否也至关重要。例如，母代成虫年龄影响大马利筋长蝽 *Oncopeltus fusciatus* 子代的发育历期。这种昆虫在北美是迁飞的，必须在秋季飞回南部。研究发现不到 50 日龄的雌蝽所产子代需 28 天才发育成熟，而超过 65 日龄雌蝽的子代只需 25 天便发育成熟，从而保证霜降之前完成发育（Mousseau and Dingle，1991a）。

2.4　母代效应的激素调控

母代对子代的影响涉及信息的胞质转移，滞育激素、蜕皮激素、保幼激素及其类似物的参与和调控。

Fukuda（1951）和 Hasegawa（1951）证实家蚕中存在一种滞育激素，能使其产滞育卵。当缺乏这种激素时，在保幼激素的控制下，产非滞育卵。此激素经脑合成，由食道下神经节的贮存细胞释放。滞育激素在其它几种鳞翅目昆虫中也参与母代效应的调控（Denlinger，1985）。

麻蝇 *S. bullata* 脑-前胸腺轴关闭导致滞育，母代经历的短光照可以阻止其关闭。短光照效应在胚胎期和幼虫期发生作用，阻止滞育信息转移到卵巢。如果将长日照下成蝇的血淋巴和幼虫中枢神经系统提取物注入到短日照下的雌蝇，可诱导其进入滞育。同样，将短日照下幼虫中枢神经系统提取物注入长日照下雌蝇，可使滞育率降低（Gharib *et al.*，1981；Gregg *et al.*，1987）。

蚜虫的多表性由保幼激素及其类似物调控（Lees，1983；Hardie and Lees，1985b；Hardie，1987b）。在短日照下营卵生的蚜虫，用保幼激素及其类似物局部处理后，可诱导其进行孤雌胎生。Lees（1964）认为对光周期敏感的原脑附近叫 Group-I 的神经细胞控制保幼激素的合成。Hardie（1987b）认为 Group-Ⅰ细胞合成的神经激素控制咽侧体的大小和保幼激素的合成。此外，保幼激素也参与飞蝗多型的调控，切除咽侧体，能使散居型雌蝗卵巢变小，产生群居型后代；相反，移植咽侧体到群居型雌蝗，导致其产生散居型子代（Nijhout，1982）。

2.5　母代效应的基因差异

关于母代影响滞育的基因差异已进行了一些研究（Benschoter，1970；Groeters and Dingle，1987，1988）。例如，Groeters 和 Dingle（1987）对大马利筋长蝽 *O. fasciatus* 三种群的研究发现，控制子代生殖滞育的母代种群间没有基因差异。而 Benschoter（1970）对美洲棉铃虫 *Heliothis zea* 和烟芽夜蛾 *H. virescens* 的研究表明，滞育和非滞育选择系对光周期反应有显著的基因差异。

3　母代效应的适应意义

近年来，母代效应的适应意义得到广泛认同，认为它是对环境异质性（environmental heterogeneity）的表现型适应反应机制（Mousseau and Dingle，1991b；Mousseau and Fox，1998）。

目前已知，环境诱导的母代效应在 70 多种昆虫中存在（Mousseau and Dingle，1991a）。一般而言，母代经历的短光照、低温和寄主资源缺乏，预示着环境变差，于是产高比率的滞育后代。昆虫通过滞育或休眠度过寒冷的冬季或炎热的夏季。滞育是昆虫在恶劣环境维持高存活率的保护机制。

母代的产卵决定（maternal oviposition decision）影响子代适合度（Bernardo，1996），决定何时在什么寄主上产卵比随机产卵有更高的适合度。对取食离散资源块（discrete resource patches）的昆虫（如寄生蜂、豆象和潜叶蝇等）而言，寄主的大小显著影响子代的存活和生长。如豆象 *S. beali* 对大的寄主种子有产卵的偏好（Fox and Mousseau，1995）。产卵决定还影响子代的性别，如大多数寄生蜂可以根据寄主的大小产雌性后代，依据雌雄比率控制雄峰的产生（Mousseau and Fox，1998）。另外，昆虫能根据寄生的大小调节其卵块的大小，在小的寄主上产小的卵块（Fox and Mousseau，1998），并且能避免在寄主上产过多的卵（Messina，1998）。

母代效应对卵大小的影响有明显的适应意义，较大卵在生态竞争中能获得一系列好处。如豆象 *S. limbatus*，雌虫能根据寄主调节其卵的大小，在低质量寄主植物上产许多较大卵，由较大卵孵化的幼虫其生活力明显优于由较小卵中孵化出的幼虫（Fox and Mousseall，1996，1998）。

4　小结

昆虫的母代效应表现多样化，它影响滞育、性型的产生、翅的多型、扩散行为、发育历期和存活率等。母代成虫年龄和食料对子代的适合度也有重要作用。引起母代效应的主要环境因子是光照和温度。母代成虫期是感受环境刺激的主要敏感期，而母代效应主要发生在子代卵期。母代对滞育的影响在母代成虫期和子代胚胎期表现最为强烈。在大多

数昆虫中，母代发育后期所经历的环境条件最有可能影响子代，同时子代发育早期最易受影响。母代对子代发育的控制是通过一系列复杂的内分泌活动调控的，这些内分泌活动相互作用，且控制其它的生命活动。许多研究表明，常见的调控昆虫生长的一些内分泌活动也在母代效应中发挥作用（Nijhout，1982；Hardie and Lees，1985a）。对昆虫母代效应的生化机制和基因差异的研究是未来研究的重点。弄清楚母代如何控制子代的生长发育及其生化机制，有利于更加全面地理解昆虫生活史的进化，并为种群管理提供新建议。

参 考 文 献 (References)

Beach R，1978. The required day number and timely induction of diapause in geographic strains of the mosquito，*Aedes atropalpus*. *J. Insect Physiol.*，24：449－455.

Beek S D，1980. Insect Photoperiodism. New York：Academic. 2nd ed. 387.

Benschoter C A，1970. Culturing *Heliothis* species (Lepidoptera：Noctuidae) for investigation of photoperiod and diapause relationships. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*，73：699－701.

Bernardo J，1996. Maternal effects in animal ecology. *Amer. Zool.*，36：83－105.

Blackman R L，1975. Photoperiodic determination of the male and female sexual morphs of *Myzus persicae*. *J. Insect Physiol.*，21：435－453.

Boggs C L，1990. A general model of the role of male-donated nutrients in female insects reproduction. *Amer. Nat.*，136：598－617.

Bonnemaison L，1976. Action de la photoperiod sur l'induction de la pyrate du mais (*Ostrinia nubilalis* Hbn.，Lep.，Noctuidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*，11：767－781.

Bull J J，Vogt R C，Bulmer M G，1982. Heritability of sex ratio in turtles with environmental sex determination. *Evolution*，36：333－341.

Cullen J M，Browning T O，1978. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in pupae of *Heliothis punctigera*. *J. Insect Physiol.*，24：595－601.

Danks H V，1987. Insect Dormancy：An Ecological Perspective. Ottawa：Biologial Survey of Canada Monograph. Series No. 1.

Denlinger D L，1985. Hormonal control of diapause. In：Kerkut G A，Gilbert L I eds. Comprehensive Insect Physiology，Biochemistry，and Pharmarcology. Vol. 8. Oxford：Peramon. 353－411.

Diehl S R，Bush G L，1989. The role of habitat preference in adaptation and speciation. In：Otte D，Endler J E eds. Speciation and Its Consequences. Sinauer. 345－365.

Dingle H，Hegmann J P，1982. Evolution and Genetics of Life Histories. New York：Springer-Verlag.

Eertmoed G E，1978. Embryonic diapause in the psocid，*Peripsocus quadrifasciatus*：photoperiod，temperature，ontogeny and geographic variation. *Physiol. Entomol.*，3：197－206.

Falconer D S，1989. Introduction to Quantitative Genetics. 3rd ed. New York：Longman.

Fox C W，Mousseau T A，1995. Determination of clutch size and seed preference in a seed beetle，*Stator beali* (Coleoptera：Bruchidae). *Entomol. Soc. Amer.*，24 (6)：1 157－1 161.

Fox C W，Mousseau T A，1996. Larval host plant affects fitness consequences of egg size variation in the seed beetle，*Stator limbatus*. *Oecologia*，107：541－548.

Fox C W，Mousseau T A，1998. Maternal effects as adaptations for transgenerational phenotypic plasticity (TPP). In：Mousseau T A，Fox C W eds. Maternal Effects as Adaptation. Oxford University Press. 159－177.

Fukada S，1951. Factors determining the production of non-diapause eggs in the silkworm. *Proc. Jpn. Acad.*，27：582－586.

Gharib B，Legay J M，De Reggi M，1981. Potentiation of developmental abilities of diapausing eggs of *Bombyx mori* by 20-hydroxyecdysone. *J. Insect Physiol.*，27：711－713.

Glinyanaya Y I，1975. The importance of daylength in the control seasonal cycles and diapause in some Psocoptera. *Entomol. Rev.*，54 (1)：10－13.

Gliwicz Z M，Guisunde C，1992. Family planning in *Daphina*：resistance to starvation in offspring born to mothers grown at different food levels. *Oecologia*，91：463－467.

Gregg P C，Roberts B，Wentworth S L，1987. Levels of ecdysteroids in diapause and non-diapause eggs of the australian plague locust，*Chortoicetes terminifera* (Walker). *J. Insect Physiol.*，33：237－242.

Groeters F R，Dingle H，1987. Genetic and maternal influences on life history plasticity in response photoperiod by milkweed bugs (*Oncopeltus fasciatus*). *Amer. Nat.*，129：332－346.

Groeters F R，Dingle H，1988. Genetic and maternal influences on life history plasticity in milkweed bugs (*Oncopeltus fasciatus*)：response to temperature. *J. Evol. Biol.*，1：317－333.

Hardie J，1987a. The photoperiodic control of wing development in the black bean aphid，*Aphis fabae*. *J. Insect Physiol.*，33：543－549.

Hardie J，1987b. The corpus allatum，neurosecretion and photoperiodically controlled polymorphism in an aphid. *J. Insect Physiol.*，33：201－205.

Hardie J，Lees A D，1985a. Endocrine control of polymorphism and polyphenism. In：Kerkut G A，Gilbert L I eds. Comprehensive Insect Physiology，Biochemistry. Vol. 8. Oxford：Pergamon. 441－490.

Hardie J，Lees A D，1985b. Studies in voltinism of normal and teratoid viviparae by a juvenile hormone and kinoprene in two species of aphids. *Physiol. Entomol.*，10：65－74.

Hasegawa K，1951. Studies in voltinism in the silkworm，*Bombyx mori* L.，with special reference to the organs concerning determination of voltinism (a preliminary note). *Proc. Jpn. Acad.*，27：661－671.

Henrich V C，Denlinger D L，1982. A maternal effects that eliminates pupal diapause in progeny of the flesh fly，*Sarcophaga bullata*. *J. Insect Physiol.*，28：881－884.

Honek A，1980. Maternal regulation of wing polymorphism in *Pyrrhocoris apterus*：Effect of cold activation. *Experientia*，36：418－419.

Kimura M T，Masaki S，1977. Brachypterism and seasonal adaptation in *Orgyia thyellina* Butler (Lepidoptera，Lymantriidae). *Kontyu*，45：97－106.

LaMontagne J M，McCauley E，2001. Maternal effects in *Daphina*: what mothers are telling their offspring and do they listen? *Ecology Letters*，4: 64 – 71.

Lees A D，1964. The location of photoperiodic receptors in the aphid，*Megoura viciae* Buckton. *J. Exp. Biol.*，41: 119 – 133.

Lees A D，1966. The control of polymorphism in aphids. *Adv. Insect Physiol.*，3: 207 – 277.

Lees A D，1983. The endocrine control of polymorphism in aphids. In: Downer R G H，Laufer H eds. Endocrinology of Insects. New York: Liss. 369 – 377.

Lees A D，1984. Parturition and alate morph determination in the aphid，*Megoure viciae*. *Entomol. Exp. Appl.*，35: 93 – 100.

Lees A D，1986. Some effects of temperature on the hour glass photoperiod timer in the aphid，*Megoura viciae*. *J. Insect Physiol.*，32: 79 – 89.

Mackay P A，Wellington W G，1977. Maternal age as a source of variation in the ability of an aphid to produce dispersing forms. *Res. Pop. Ecol.*，18: 613 – 616.

Matthee J J，1951. The structure and physiology of egg of *Locusta pardalina* (Walker). *Sci. Bull. Dep. Agric. For. Un. S. Afr.* No. 316: 83.

Messina F，1998. Maternal influence on larval competition in insects，In: Mousseau T A，Fox C W eds. Maternal Effects as Adaptation. Oxford University Press. 227 – 243.

Mousseau T A，Dingle H，1991a. Maternal effects in insect life histories. *Ann. Rev. Entomol.*，36: 511 – 534.

Mousseau T A，Dingle H，1991b. Maternal effects in insects: examples，constrains，and geography variation. In: Pudley E C ed. The Unity of Evolutionary Biology. Dioscorides Press. 745 – 761.

Mousseau T A，Fox C W，1998. The adaptive significance of maternal effects. *TREE*，13: 403 – 407.

Mousseau T A，Roff D A，1989. Adaptation to seasonality in a cricket: Patterns of phenotypic and genetypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution*，43: 1 483 – 1 496.

Nijhout H F，1982. Juvenile hormone and physiological basis of insect polymorphisms. *Q. Rev. Biol.*，57: 109 – 133.

Parsons P A，1964. Parental age and the offspring. *Q. Rev. Biol.*，39: 258 – 275.

Platenkamp G A J，Shaw R G，1993. Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophila menziesh*. *Evolution*，47: 540 – 555.

Riska B，1989. Composite traits，selection response，and evolution. *Evolution*，43: 1 172 – 1 191.

Riska B，1990. Introduction to symposium. In: Dudley E C ed. The Unity of Evolutionary Biology. Vol. Ⅱ. Pioscordies. Press，Portland，OR. 719 – 724.

Riska B，Rutledge J J，Atchley W R，1985. Covariance between direct and maternal effects in mice: with a modal of persistent environmental influences. *Genet. Res.*，45: 287 – 297.

Rossiter M C，1991. Maternal effects generate variation in life histories: consequences of egg weight plasticity in the gpysy moth. *Funct. Ecol.*，5: 386 – 393.

Sano-Fujii I，1979. The effect of parental age and development rate on the production of active form of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.*，2: 187 – 195.

Saunders D S，1962. The effect of the age of female *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera，Pteromalidae) upon the incidence of larval diapause. *J. Insect Physiol.*，8: 309 – 318.

Saunders D S，1966a. Larval diapause of maternal origin. Ⅱ. The effects of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.*，12: 569 – 581.

Saunders D S，1966b. Larval diapause of maternal origin. Ⅲ. The effect of host shortage on *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.*，12: 899 – 908.

Saunders D S，1982. Insect Clocks. 2nd ed. Oxford: Pergamon

Saunder D S，1987. Maternal influence on the incidence and duration of larval diapause in *Caliphora vicina*. *Physiol. Entomol.*，12: 331 – 338.

Schneiderman H A，Horwitz J，1958. The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps，*Mormomeilla vitipennis* (Walker) and *Tritneptis klugii* (Ratzegurg). *J. Exp. Biol.*，35: 520 – 551.

Sheldon B C，Merila J，Qvamstrom A，Gustafsson L，Ellegren H，1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc. R. Soc. London Ser. B.*，263: 297 – 302.

Tauber M J，Tauber C A，Masaki S，1986. Seasonal Adaptations of Insects. New York: Oxford Univ. Press.

Vinogradova E B，1974. The pattern of reactivation of diapausing larval in the blowfly，*Calliphora vicina*. *J. Insect Physiol.*，20: 2 487 – 2 496.

Vinogradova E B，1975. Entraspecific variation in the reactions controlling larval diapause in *Calliphora vicina*. *Entomol. Rev.*，54 (4): 11 – 20.

Zaslavsky V A，Umarova T Y，1982. Photoperiodic and temperature control diapause in *Trichogramma evanescens* Westwood. (Hymenoptera，Trichogrammatidae). *Entomol. Rev.*，60 (4): 1 – 12.